Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums

(Diptera)*)

von

Hans Ulrich

(Mit 26 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	**Band 16**	**S. 1—28**	**München, 1. August 1972**

*) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Inhaltsverzeichnis

		Seite
I.	Einleitung	3
II.	Material und Methoden	4
III.	Zu den Abbildungen	4
IV.	*Empis borealis* L.: Postabdomen und Paarungsstellung	5
	A. Skelett des Hypopygiums	5
	B. Muskulatur des Hypopygiums	10
	C. Zur Morphologie der praegenitalen Segmente	15
	D. Zur Paarungsstellung	15
V.	*Wiedemannia ouedorum* Vaillant	19
	A. Skelett des Hypopygiums	19
	B. Muskulatur des Hypopygiums	23
VI.	Schlußbetrachtungen	25
VII.	Zusammenfassung	26
VIII.	Literatur	27

Manuskript eingegangen am 13. Mai 1971

I. EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit soll vergleichende Untersuchungen an den männlichen Genitalien der Dolichopodiden vorbereiten, von denen ein Beitrag zur Homologisierung der Teile des Dolichopodiden-Hypopygiums erwartet wird[1]). Diese Zielsetzung und die durch das vorhandene Material gegebenen Möglichkeiten bestimmten die Wahl der Untersuchungsobjekte: *Empis (Platyptera) borealis* L. (Empidinae) und *Wiedemannia (Roederella) ouedorum* Vaillant (Clinocerinae).

Für die Untersuchung eines Vertreters der Empidinae sprach die Erfahrung, daß diese in zahlreichen Merkmalen, vielleicht auch im Bau des Hypopygs (s. Bährmann 1960), dem primitiven Grundplan der Familie nahe zu kommen scheinen. Erleichtert wurden die Studien in diesem Fall durch die bereits vorliegenden Untersuchungen Tréhens (1961 und 1963) über Skelett und Muskulatur der Hypopygien verschiedener Empidinae-Gattungen, deren Ergebnisse allerdings teilweise von den eigenen Beobachtungen an *Empis borealis* abweichen.

Die Einbeziehung einer Clinocerine in die Betrachtung schien wegen der starken Abweichungen im äußeren Erscheinungsbild der Hypopygien dieser Unterfamilie gegenüber dem der Empidinae geraten, vor allem aber deshalb, weil der Gedanke an möglicherweise engere phyletische Beziehungen der Clinocerinae zu den Dolichopodiden nicht abwegig zu sein scheint, wenn man von der Ähnlichkeit beider sowohl im Gesamthabitus als auch in Einzelmerkmalen und von der diesbezüglichen Diskussion Bährmanns (1960) ausgeht.

Die Beschreibung des Hypopygs von *Empis borealis* soll durch Beobachtungen über die Paarungsstellung dieser Art ergänzt werden. Im Zusammenhang hiermit wird auch die Morphologie der hinteren praegenitalen Abdominalsegmente zu berücksichtigen sein.

In der Benennung der Skeletteile folge ich aus praktischen Gründen der Terminologie von van Emden & Hennig (1956, 2. Auflage 1970). Ob diese in allen Punkten der tatsächlichen Natur der Teile gerecht wird — was Snodgrass (1957, 1963) auf Grund ontogenetischer Befunde für die „Gonopoden" bezweifelt —, soll nicht untersucht werden, da keine eigenen Beobachtungen zur Ontogenese vorliegen. Ist von Homologie die Rede, so

---

[1]) Erst nach Abschluß des Manuskripts kam ich in den Besitz zweier jüngst erschienener Veröffentlichungen zu diesem Fragenkomplex, die bei künftigen Untersuchungen zu berücksichtigen sein werden:

Negrobov, O. P., & Stackelberg, A. A., 1971: Der Bau der Genitalien bei den Dolichopodidae. In: Lindner, E. (Hrsg.), Die Fliegen der paläarktischen Region, Band IV 5, 29. Dolichopodidae, Lfg. 284: 238—242; Taf. 13—16, 21—22. Stuttgart.

Negrobov, O. P., 1971: (Homologie und Nomenklatur der Teile des Hypopygiums der Familie Dolichopodidae [Diptera]). Proc. 13th int. Congr. Ent. (Moscow, 1968) 1: 275—276. (Russisch.)

bezieht sich dies immer nur auf den anatomischen Vergleich zwischen Imagines und innerhalb der Ordnung der Dipteren.

II. MATERIAL UND METHODEN

Zur Untersuchung der Skelettstrukturen dienten in Kalilauge mazerierte und zum Teil mit Wasserstoffperoxyd gebleichte Hypopygien. Die Ergebnisse wurden gelegentlich der Muskelpräparation an nicht mazerierten und nicht gebleichten Stücken nachgeprüft.

Die Muskulatur wurde ausschließlich auf dem Wege der Sektion und ohne Anwendung histologischer Techniken studiert.

Von *Empis borealis* stand reichliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung, das im April und Mai 1969 in einem Moor bei Tutzing (Oberbayern) gesammelt und teils in Alkohol, teils mit Carlschem Fixierungsgemisch fixiert worden war. Das knapp bemessene Material von *Wiedemannia ouedorum*[2]) war im September 1968 bei Vizzavona (Korsika) gesammelt und in Alkohol konserviert worden.

Um den Vergleich mit den Angaben der Literatur über andere Dipteren abzusichern, wurden auch einige Männchen der allenthalben häufigen Rhagionide *Rhagio scolopaceus* (L.) in gleicher Weise wie die Empididen auf Skelett und Muskulatur untersucht.

Die Beobachtungen zur Paarungsstellung von *Empis borealis* wurden am Fundplatz der Tiere bei Tutzing angestellt und durch Fotoaufnahmen ergänzt, deren Auswertung weitere Aufschlüsse lieferte.

III. ZU DEN ABBILDUNGEN

Die jeweils auf einer Seite zusammengefaßten Figuren zeigen die Teile im gleichen Maßstab.

Membranen sind durch Punktierung kenntlich gemacht. Die locker punktierten Flächen in Abb. 4—5 und Abb. 8—15 zeigen schwache Sklerotisierung oder blasse Färbung eines Sklerits an. Die Zeichnungen von Abb. 1—3 wurden nach gebleichten Präparaten angefertigt; blaß gefärbte Randzonen der Sklerite sind in diesem Fall nicht von den Membranen unterschieden. Ein Teil der Sklerite hat demnach eine etwas größere Ausdehnung als in Abb. 1—3 dargestellt.

In Abb. 10—16 und 23—26 (Medialansichten aufgeschnittener Hypopygien und Abdominalsegmente) und in Abb. 5 und 8 sind die sichtbaren Flächen der Körperaußenseite schraffiert. Die Anschnitte der Cuticula sind, besonders im Bereich der Sklerite, durch breiten Strich herausgehoben.

Borsten und Haare sind nicht eingezeichnet, außer in Abb. 17.

[2]) Für die Unterstützung bei der Artbestimmung durch Hinweise und die Übersendung von Sonderdrucken seiner einschlägigen Arbeiten bin ich dem Autor der Art, Herrn Prof. Dr. F. Vaillant, Grenoble, zu Dank verpflichtet.

Abkürzungen:

Ae	=	Aedeagus
An	=	After
C	=	Cercus
Cr	=	Crista des Ejakulationsapodems
Dej	=	Ductus ejaculatorius
E	=	Epandrium (= 9. Tergit des ♂)
EjAp	=	Ejakulationsapodem
G	=	Gonopode (paramere nach Snodgrass)
GCx	=	Gonocoxit (basiparamere nach Snodgrass)
GEj	=	Gelenkstelle des Ejakulationsapodems
GF	=	Fortsatz des Gonopoden bzw. Gonocoxits
GG	=	Gelenkstelle zwischen Gonocoxit und Hypandrium
GSt	=	Gonostylus (teloparamere nach Snodgrass)
H	=	Hypandrium (= 9. Sternit des ♂)
HAp	=	Hypandriumapodem
HF	=	Hypandriumfortsatz
L	=	Innenleiste des Skleritstegs St
M 7—8	=	Intersegmentalmembran zwischen 7. und 8. Segment
P, 1. P, 2. P	=	ventrale Proctigersklerite
PV	=	Posteroventralwinkel des Cercus
S 5 — S 9	=	Abdominalsternite 5—9
St	=	Skleritsteg zwischen 2. P und G
T 5 — T 9	=	Abdominaltergite 5—9
V	=	Vesica = Samenspritze
1—20	=	Muskeln bzw. Muskelansatzflächen

IV. EMPIS BOREALIS L.:

POSTABDOMEN UND PAARUNGSSTELLUNG

A. Skelett des Hypopygiums

Außenansicht lateral: Abb. 1
Außenansicht posteroventral: Abb. 2
Außenansicht dorsal: Abb. 9
Teilansichten: Abb. 4—6 und 7—8
Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 10—12

Die der Beschreibung zugrundeliegende Homologisierung der Teile basiert auf ihrer Lage und der weiter unten zu besprechenden Muskulatur. Lagebezeichnungen wie „dorsal" oder „cranial" werden im morphologischen Sinne gebraucht; um sie mit der topographischen Lage in Übereinstimmung zu bringen, genügt es, sich das im Bereich des 5. bis 7. Segments eingekrümmte Abdomen (s. Abb. 1) in die Horizontale gebogen vorzustellen.

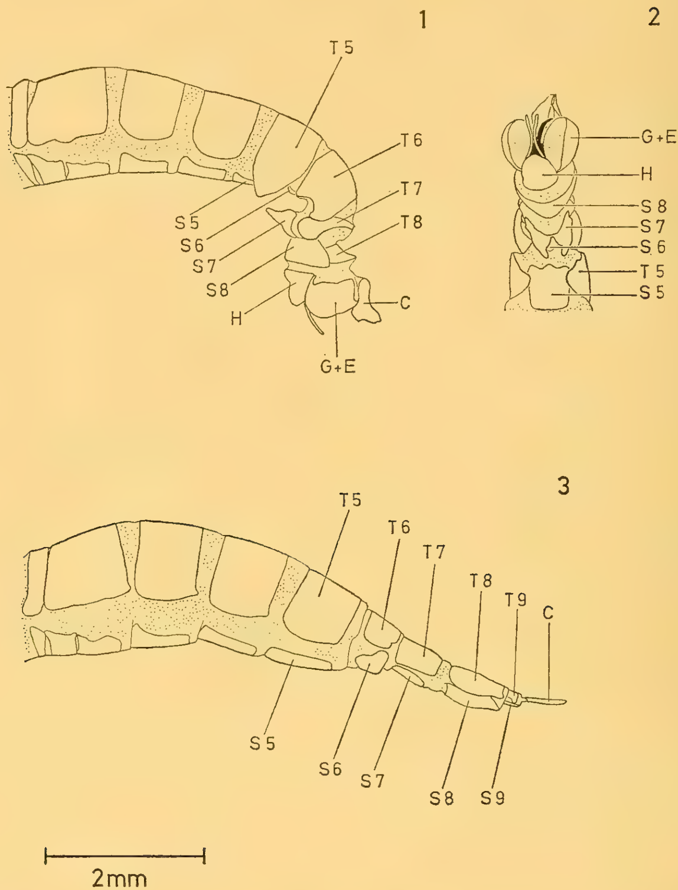


Abb. 1—3: *Empis borealis*, Außenansichten (nach Mazerationspräparaten, die Segmente auseinandergezogen).
Abb. 1: ♂, Abdomen lateral.
Abb. 2: ♂, Postabdomen ventral. Aedeagus schwarz.
Abb. 3: ♀, Abdomen lateral.
Die Stigmen sind nicht eingezeichnet. Sie liegen in der Pleuralmembran der Segmente 1—7 und sind im Präparat des männlichen Abdomens von den übergreifenden Tergiträndern verdeckt.

In lateraler Außenansicht (Abb. 1) sind die folgenden Sklerite sichtbar: die paarigen Cerci (C), die ebenfalls paarigen, mit den Epandriumhälften (= 9. Tergit) der entsprechenden Körperseiten nahtlos verschmolzenen Gonopoden[3]) (G + E) (im folgenden vereinfachend als „Gonopoden" bezeichnet) und das unpaare Hypandrium (= 9. Sternit) (H).

Die Cerci („upper lamellae" in der Terminologie Collins 1961) be-

[3]) Die Verwendung der Bezeichnungen „Gonopode", „Gonocoxit" und „Gonostylus" bezieht sich auf die Homologie mit den gleichnamigen Teilen anderer Dipteren und ist nicht als Stellungnahme zu der Frage zu werten, ob es sich wirklich um Abdominalextremitäten handelt. Nach Snodgrass (1957, 1963) spricht die Ontogenese dieser Teile entschieden gegen die Extremitätentheorie und für die Deutung als Parameren.

finden sich jederseits des dorsal und caudal membranösen Analkegels mit der Afteröffnung (An) (Abb. 9, 10).

Die „Gonopoden" („side-lamellae" nach Collin) sind auf der Lateralfläche sklerotisiert, auf der Medialfläche membranös (Abb. 2, 7—8, 11—12; in Abb. 8 und 12 ist die Membran der Medialseite entfernt). Die proximale und dorsale Randzone ihrer sklerotisierten Lateralfläche (in Abb. 8—12 locker punktiert, in Abb. 1 nicht von der angrenzenden Membran unterschieden) hebt sich durch blasse Färbung ab, ist aber steif und demnach dem Sklerit zuzurechnen. Die mediane Partie der Dorsalfläche ist membranös (Abb. 9). Am sklerotisierten Teil des Gonopoden befindet sich distal, am Übergang von der Lateral- in die Medialfläche, ein zahnartiger Fortsatz (GF in Abb. 7 und 12).

Das Dach des Raumes zwischen den Gonopoden wird von zwei hintereinanderliegenden Skleriten gebildet, die gelenkig gegeneinander abgewinkelt werden können und beide — zumindest das caudale — nach ihrer Lage der Sternalpartie des Proctiger zuzurechnen sind (erstes und zweites ventrales Proctigersklerit, 1. P und 2. P, Abb. 4, 6, 7, 10). Das craniale der beiden Sklerite (1. P) bildet mit dem Aedeagus (Ae) eine starre Einheit; das caudale (2. P) geht jederseits mittels eines Skleritstegs (St), der durch eine Innenleiste (L in Abb. 8) versteift ist, in den Gonopoden der betreffenden Seite über.

Das Hypandrium (Abb. 4—6, 10—12) („ventral lamella" nach Collin) ist caudal in ein Paar stabförmiger Fortsätze ausgezogen (Hypandriumfortsätze, HF). Am Anterodorsalwinkel jeder Seite ist ein Apodem (Hypandriumapodem, HAp) eingefaltet, das die Form einer gebogenen Lamelle mit konvexer Posterodorsalfläche hat. Ob und inwieweit dieses Apodem dem Hypandrium, der Aedeagusbasis oder dem Proctiger zuzurechnen ist, läßt sich auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht beurteilen, da zwischen diesen drei Teilen keine einwandfrei morphologisch deutbaren Grenzen festgestellt werden konnten.

Lateral und ventral vom Aedeagus, zwischen diesem und dem Rand des Hypandriums, ist die Cuticula membranös und eingefaltet (Abb. 4, dicht punktiert). An seiner Basis hängt der Aedeagus über eine schwächer sklerotisierte Zone (in Abb. 4 locker punktiert) und das erste ventrale Proctigersklerit mit dem Hypandrium zusammen; in diesem Bereich ist eine elastische Abbiegung gegenüber dem Hypandrium möglich.

Distal ist der Aedeagus in drei Zinken gespalten (Abb. 4, 6); die mittlere, längste, trägt an ihrer Spitze die äußere Geschlechtsöffnung (Phallotrema) und ist in einem Bogen aufgekrümmt, der sich annähernd mit einem Kreisbogen um das Gelenk zwischen den beiden Proctigerskleriten deckt. Vermutlich rotiert der Aedeagus mitsamt dem ersten Proctigersklerit bei seiner Erektion, die in einer Protrusion entlang seiner Krümmung besteht, um dieses Gelenk. Bewirkt wird diese Protrusion offenbar zum Teil durch eine Bewegung des Hypandriums in gleicher Richtung; angesichts der elastischen Verformbarkeit zwischen beiden ist jedoch auch mit einer vom Hypandrium unabhängigen Erektionsbewegung zu rechnen.

Der Endophallus ist in seinem proximalen Abschnitt zu einer geräumigen Blase (Vesica oder Samenspritze, V in Abb. 10) erweitert und durchzieht mit seinem röhrenförmigen distalen Abschnitt die ganze Länge der mittleren Zinke des Aedeagus. In der Medianebene steht er durch eine Leiste mit der ventralen Aedeagus-Außenwand in Verbindung.

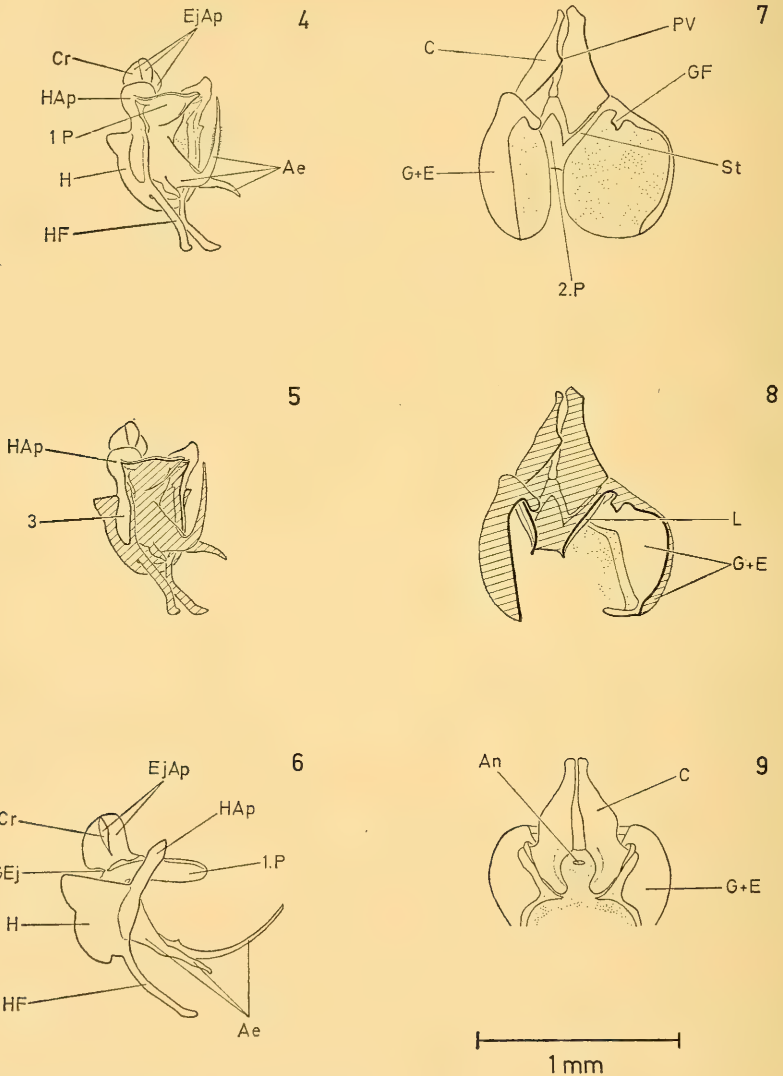


Abb. 4—9: *Empis borealis* ♂, Hypopygium.
Abb. 4—5: Hypandrium, erstes ventrales Proctigersklerit und Aedeagus in schräger Dorsal- bzw. Caudalansicht, in Abb. 5 mit Unterscheidung von Körperaußenseite (schraffiert) und Innenseite der Cuticula.
Abb. 6: Seitenansicht der in Abb. 4—5 dargestellten Teile.
Abb. 7—8: Der Rest des Hypopygiums nach Entfernen der Teile von Abb. 4—6, schräge Ventralansicht. In Abb. 8 sind die membranösen Medialwände der Gonopoden entfernt; Körperaußenseite schraffiert.
Abb. 9: Hypopygium in Dorsalansicht.

Das Ejakulationsapodem (EjAp, Abb. 4, 6, 10) bildet eine in der Medianebene stehende, jederseits mit einer Querleiste (Crista, Cr) versehene stark sklerotisierte Platte, die mit dem Endophallus durch eine rings umlaufende, nur an der Gelenkstelle (GEj in Abb. 6 und 10) unterbrochene membranöse Zone verbunden ist. Auf einer Durchbohrung seines dorsalen Winkels (Gonoporus) sitzt der Ductus ejaculatorius (Dej, Abb. 16) auf. Nach den gegebenen Bauverhältnissen kann angenommen werden, daß die Ejakulation durch Rotation des Apodems um den Gelenkpunkt GEj in caudaler Richtung und die daraus resultierende Verkleinerung des Lumens der Samenspritze bewirkt wird.

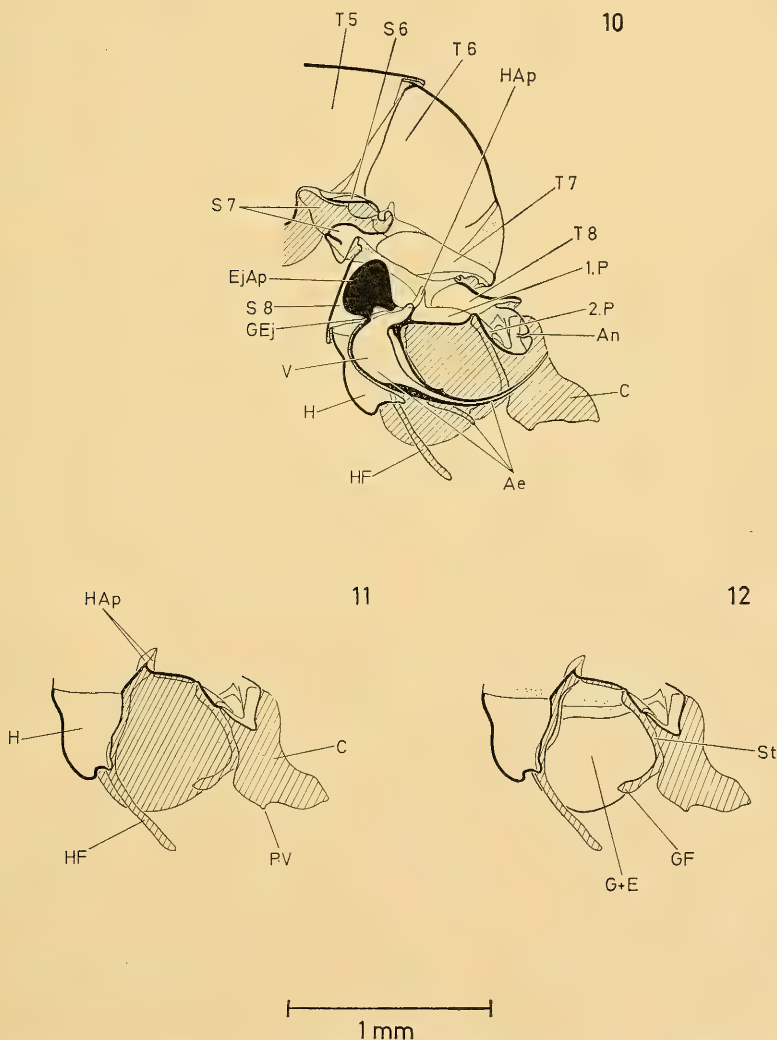


Abb. 10—12: *Empis borealis* ♂, Skelett der rechten Hälfte des durchgeteilten Postabdomens in Medialansicht.
Abb. 10: Schnittführung in der Medianebene.
Abb. 11: Schnittführung weiter lateral (rechts).
Abb. 12: Wie in Abb. 11, aber zusätzlich die membranöse Medialwand des Gonopoden entfernt.

Der schmale Membranstreifen zwischen jedem Cercus und dem Skleritsteg (St) der gleichen Seite (Abb. 7) wirkt als Beugungslinie eines Gelenks. Seine Lage und Orientierung hat zur Folge, daß bei einer Hebung des Distalendes des Cercus gleichzeitig dessen Posteroventralwinkel (PV in Abb. 7 und 11) der Medianebene genähert wird. Diese Adduktionsbewegung, die vermutlich auch von der Stellung der Gonopoden beeinflußt wird, dürfte für die Umklammerung des weiblichen Postabdomens bei der Kopulation von Bedeutung sein.

Die Gonopoden können elastisch verformt werden und sind mit den benachbarten Skleriten teils elastisch biegsam, teils durch Membranen unterschiedlicher Ausdehnung, in jedem Fall aber ohne die Ausbildung scharf abgrenzbarer Gelenke verbunden. Dies erschwert die Analyse ihrer Bewegungsmöglichkeiten, von deren Erörterung deshalb abgesehen werden soll.

B. Muskulatur des Hypopygiums

Abb. 13—16

Im folgenden werden die Muskeln besprochen, die im Bereich des 8. Abdominalsegments und des Hypopygiums festgestellt wurden. Auf ihre mutmaßliche Funktion wird wegen der Unsicherheiten, mit denen diesbezügliche Überlegungen erfahrungsgemäß behaftet sind, nur in Einzelfällen eingegangen.

Gleichzeitig wird der Versuch einer Homologisierung mit den Muskeln unternommen, die von anderen orthorrhaphen Brachyceren bekannt sind. Die Angaben der zitierten Autoren beziehen sich auf die folgenden Arten:

Tréhen (1963): *Empis tessellata, E. nepticula, Rhamphomyia bicolor, R. tenuirostris* (Empididae, subfam. Empidinae);

Hennig (1936): *Dioctria* spec. (Asilidae);

Bonhag (1951): *Tabanus sulcifrons* (Tabanidae).

An dieser Stelle sei auch auf die Beschreibung der Hypopygium-Muskulatur der Empidine *Hilara maura* durch Tréhen (1961) hingewiesen, deren Inhalt der Autor auch in seiner Arbeit von 1963 berücksichtigt. Die von Tréhen angenommenen Homologiebeziehungen zwischen *Hilara* und den 1963 beschriebenen *Empis*- und *Rhamphomyia*-Arten kommen in der in beiden Arbeiten übereinstimmenden Muskelnumerierung zum Ausdruck.

Die Arbeit Bährmanns (1966) über das Hypopygium von *Dolichopus* soll hier unberücksichtigt bleiben. Abweichend von Bährmann, der sich auf Buchmann (1961) beruft, vermute ich, daß *Dolichopus* sich im Bau seines Hypopygs relativ weit vom Grundplan seiner Familie entfernt. Trifft diese Annahme zu, so ist zu erwarten, daß *Dolichopus* für einen Vergleich mit den Empididen wenig geeignet ist. Geeigneter sind vermutlich Angehörige der Diaphorinae und Rhaphiinae im Sinne Beckers (1917). Der Versuch einer Homologisierung der Muskeln und der Skelettstrukturen zwischen Empididen und Dolichopodiden soll deshalb zurückgestellt werden, bis eigene Ergebnisse vorliegen.

Die Untersuchung des Hypopygs von *Rhagio scolopaceus* ergab weitgehende Übereinstimmung sowohl bezüglich des Skeletts als auch der Muskulatur mit den Verhältnissen, die nach Bonhag (1951) bei *Tabanus* gegeben sind. Auf Abweichungen wird eingegangen werden, soweit diese für die Homologisierung der Muskeln von *Empis* von Interesse sein könnten.

Soweit die Hypopygien-Muskulatur von Nematoceren und Cyclorrhaphen bekannt ist, unterscheidet sie sich von der der Empididen so stark, daß der Vergleich und die Homologisierungsversuche vorläufig auf die orthorrhaphen Brachyceren beschränkt werden müssen. Unter diesen Umständen wäre es wenig sinnvoll, die Muskeln mit Namen zu benennen; stattdessen sollen sie durch Numerierung gekennzeichnet werden.

1. Ursprung am Hypandriumapodem, Insertion an der dorsalen Hälfte des Ejakulationsapodems (mediane Platte und Dorsalfläche der Crista) (Abb. 15 und 16). Durch seine Kontraktion wird das Ejakulationsapodem auf die Vesica zu bewegt (Ejakulation, s. im Abschnitt über das Skelett).

Homolog:
Tréhen muscle 1

2. Ursprung am Hypandrium, Insertion an der ventralen Hälfte des Ejakulationsapodems (mediane Platte und Ventralfläche der Crista) (Abb. 15 und 16). Dieser Muskel hat, nach seiner Lage zu urteilen, möglicherweise eine Doppelfunktion, indem er die Protrusion des Aedeagus gegenüber dem Hypandrium bewirkt und gleichzeitig durch Dauerkontraktion das Ejakulationsapodem so in seiner Stellung stabilisiert, daß es beim Erschlaffen von Muskel 1 elastisch in seine Ausgangslage zurückkehrt.

Homolog:
Tréhen muscle 3

Tréhen (1963) unterscheidet noch einen dritten am Ejakulationsapodem inserierenden Muskel (muscle 2), der am Hypandrium zwischen den beiden anderen Muskeln entspringen soll. Es erscheint fraglich, ob es sich hierbei wirklich in jedem Fall um einen selbständigen Muskel handelt. Nach den Abbildungen Tréhens scheinen die betreffenden Muskelfasern bei den von ihm untersuchten Arten unterschiedliche Lage zu haben, die für ihre Zugehörigkeit manchmal zum einen (muscle 1, bei *Empis nepticula, Rhamphomyia bicolor* und vielleicht *R. tenuirostris*), manchmal zum anderen (muscle 3, bei *Empis tessellata*) der benachbarten Muskeln spricht.

Bei *Dioctria* (nach Hennig), *Tabanus* (nach Bonhag) und *Rhagio* herrschen im Bau der Aedeagusbasis und der Samenspritze und in der Anordnung der dazu gehörenden Muskulatur so andersartige Verhältnisse, daß die Homologisierungsversuche vorläufig auf die Familie der Empididen beschränkt bleiben müssen.

3. Zieht vom Hypandrium zur distalen Partie der sklerotisierten Lateralseite des Gonopoden (Abb. 5, 14). Vermutlich bewirkt dieser Muskel eine Hebung des Hypandriums gegenüber dem Gonopoden, die für die Herstellung der Geschlechtsverbindung wichtig ist und im Abschnitt über die Paarungsstellung erörtert wird.

Homolog:
Tréhen muscle 5
Hennig MV ?
Bonhag 186 ? ventral intrinsic muscle of the gonocoxopodites

Ein unpaarer Muskel, der in seiner Lage dem Muskel 186 (B o n h a g) bzw. MV (H e n - n i g) von *Tabanus* und *Dioctria* entspricht, wurde auch bei *Rhagio* festgestellt. Zusätzlich besitzt *Rhagio* einen Muskel, dessen Fasern von der lateralen Aedeagusbasis im Gonocoxit distad zu dessen Medialwand ziehen. Vielleicht ist auch dieser — und nicht Muskel 186 = MV — dem Muskel 3 von *Empis* homolog.

4. Ursprung an der sklerotisierten Lateralwand des Gonopoden, Insertion am Übergang des zweiten ventralen Proctigersklerits in den Skleritsteg (Abb. 14, 15).

Homolog:
T r é h e n muscle 6
H e n n i g M5 oder M3 ?
B o n h a g 187 oder 188 ? adductor resp. abductor of the gonostylus

Der Muskel ist wahrscheinlich dem Adduktor oder dem Abduktor des Gonostylus der Brachyceren mit zweigliedrigen Gonopoden homolog, wie im Abschnitt über das Hypopygium von *Wiedemannia* begründet wird.

5. Zieht im Gonopoden von der sklerotisierten Lateralwand mediad und mediodorsad zur membranösen Medialwand (Abb. 14 und 15, laterale Ansatzfläche grob punktiert).

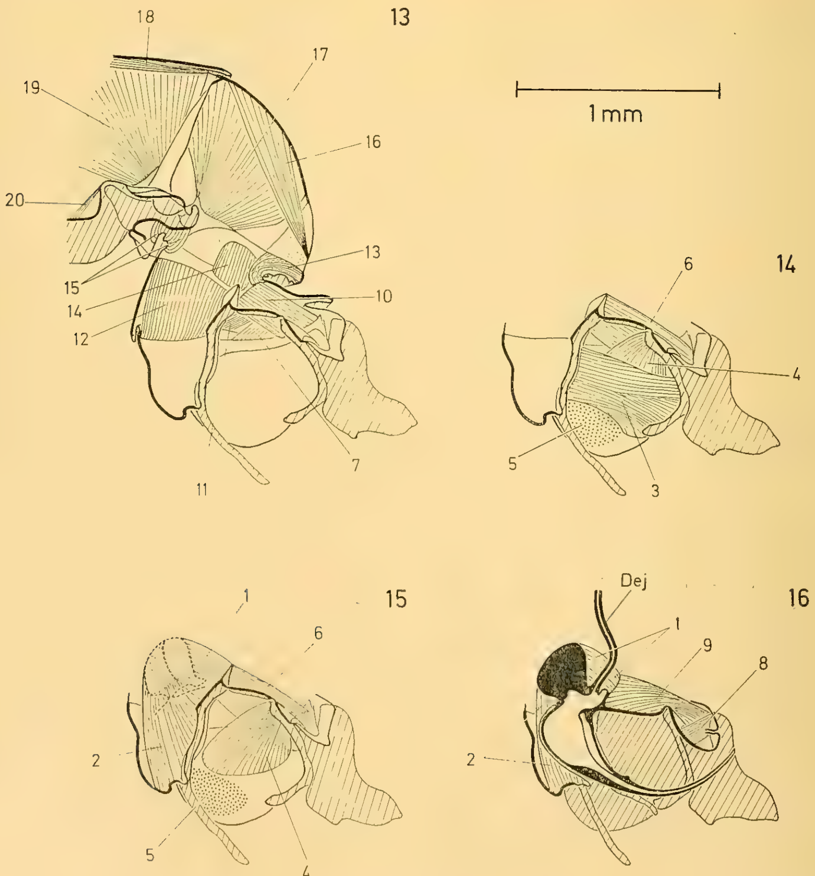


Abb. 13—16: *Empis borealis* ♂, Muskulatur des Postabdomens. Zum Skelett vgl. Abb. 10—12.

Homolog:
T r é h e n muscle 7
H e n n i g M4, M5 oder M3 ?
B o n h a g 187 oder 188 ? adductor resp. abductor of the gonostylus

Ein Muskel, der wie M4 von *Dioctria* (nach H e n n i g) das Gonocoxit quer durchzieht, ohne am Gonostylus anzugreifen, ist von *Tabanus* (nach B o n h a g) und *Rhagio* (nach eigenen Beobachtungen) nicht bekannt. Daß dieser Muskel bei *Dioctria* neben den beiden den Gonostylus bewegenden (M5 und M3) vorkommt, spricht gegen seine Homologisierung mit einem von diesen. Daraus ergibt sich, daß der vorliegende Muskel von *Empis* nicht gleichzeitig mit M4 und mit einem der Gonostylusmuskeln identifiziert werden kann. Am wahrscheinlichsten dürfte die Homologie mit Muskel M4 von *Dioctria* sein.

6. Verbindet das Hypandriumapodem mit dem dorsalen Proximalwinkel der sklerotisierten Lateralwand des „Gonopoden" (Abb. 14, 15). Dieser Muskel scheint, antagonistisch zu Muskel 3, durch seine Kontraktion das Hypandrium zu senken.

Homolog:
T r é h e n muscle 8
H e n n i g M6a und/oder M6b ?
B o n h a g 184 ? posterior tergal muscle of the gonocoxopodite

Falls Homologie mit den genannten Muskeln H e n n i g s und B o n h a g s besteht, so spricht dies für die Zugehörigkeit der dorsalen Ansatzfläche zum Epandrium. *Rhagio* besitzt — zusätzlich zum Homologon des Muskels 184 von *Tabanus* — einen Muskel, der das freie Ende des „aedeagal apodeme" (Bezeichnung B o n h a g s) mit dem Anterolateralwinkel des Epandriums verbindet. Vielleicht ist auch dieser Muskel, der bei *Tabanus* offenbar fehlt, das Homologon des vorliegenden Muskels von *Empis*.

7. Zieht vom 8. Tergit zur blaß gefärbten Proximalzone des „Gonopoden" (Abb. 13).

Homolog:
H e n n i g M6c ?
B o n h a g 176 anterior tergal muscle of the gonocoxopodite

Dieser Muskel ist wahrscheinlich der laterale dorsale Längsmuskel des 8. Segments und ein seriales Homologon der Muskeln 14, 17 und 19.

8. Zieht vom zweiten ventralen Proctigersklerit zur Lateralwand der dorsalen Cercusbasis (Abb. 16). Er wirkt vielleicht als Antagonist von Muskel 9, indem er den dorsalen Proximalwinkel des Cercus der Medianen nähert und den diagonal gegenüberliegenden Posteroventralwinkel abduziert.

Homolog:
H e n n i g M2b ?
B o n h a g 196 dorsoventral muscle of the cercus

T r é h e n (1963) erwähnt diesen Muskel nicht. Vielleicht ist aber einer der von ihm 1961 für *Hilara* erwähnten und abgebildeten Muskeln der „papille anale" (s. S. 291 und Fig. 3D) dem vorliegenden Muskel homolog.

9. Ursprung am ersten ventralen Proctigersklerit, auf die angrenzende Medialpartie des Hypandriumapodems übergreifend; Insertion an der Lateralwand der dorsalen Cercusbasis (Abb. 16). Dieser Muskel scheint für die im Abschnitt über das Skelett erwähnte Bewegung verantwortlich zu sein,

bei der das Distalende des Cercus gehoben und sein Posteroventralwinkel adduziert wird. Darüber hinaus beeinflußt seine Kontraktion vielleicht auch die Stellung des Gonopoden.

Homolog:
Tréhen muscle 10
Hennig M2b ?
Bonhag 195 lateral oblique muscle of the proctiger

Bei *Rhagio* ist der entsprechende Muskel, der sich im übrigen in ähnlicher Lage wie bei *Tabanus* befindet, im Bereich seiner Insertion deutlich in zwei Bündel gesondert.

Die Homologie der hier als Cerci bezeichneten Sklerite mit den gleichnamigen Teilen anderer Dipteren dürfte auf Grund der Insertion der Muskeln 8 und 9 hinreichend begründet sein. Bährmann (1960) homologisiert sie bei *Empis* und *Rhamphomyia* mit dem Epandrium und vermißt dafür die Cerci.

Tréhen (1963) unterscheidet einen weiteren Cercusmuskel (muscle 9), der bei *Empis borealis* nicht vorhanden ist. Sollte dieser Muskel nicht ein Teil von muscle 10 (= M. 9 nach eigener Zählung) oder muscle 8 (= M. 6) sein, was nach den Abbildungen Tréhens nicht ausgeschlossen erscheint, so wäre sein Vorhandensein als selbständiger Cercusmuskel bei den von ihm untersuchten Arten sehr überraschend, da auch von *Wiedemannia, Tabanus* (nach Bonhag) und *Rhagio* ein entsprechender Muskel nicht bekannt ist (dasselbe gilt wahrscheinlich für *Dioctria*, deren Cercusmuskeln jedoch nicht sicher mit denen von *Empis* homologisiert werden konnten).

10. Zieht vom Vorderrand des 8. Tergits zur blaß gefärbten Proximalzone des „Gonopoden“ und setzt dort dorsal von Muskel 7 an (Abb. 13).

Homolog:
Bonhag 174 dorsal longitudinal muscle of the 8th abdominal segment

Dieser Muskel ist ein dorsaler Längsmuskel des 8. Abdominalsegments; wahrscheinlich der mediale, wie auch Bonhag vermutet. Die Insertionsstelle am Hypopygium dürfte demnach dem Bereich des Epandriums zugehören.

11. Verbindet das Tergit und das Sternit des 8. Segments miteinander (Abb. 13) und ist demnach als Dorsoventralmuskel anzusprechen.

Homolog:
Bonhag 175 dorsoventral muscle of the 8th abdominal segment

12. Zieht vom Vorderrand des 8. Sternits zum Vorderrand des Hypandriums (Abb. 13) und verkörpert den ventralen Längsmuskel des 8. Abdominalsegments.

Homolog:
Bonhag 180 sternal retractor of the gonocoxopodite

C. Zur Morphologie der praegenitalen Segmente

Außenansicht lateral: Abb. 1
Außenansicht ventral: Abb. 2
Mediale Innenansicht: Abb. 10 (Skelett), 13 (Muskulatur)

Die Segmente 5—7 bilden einen Klammerapparat, dessen Form aus Abb. 1 und 2 ersichtlich ist. Bei der Paarung wird das weibliche Abdomen zwischen der Posteroventralkante des lateral verbreiterten und vorspringenden 5. Tergits und dem 7. Sternit eingeklemmt. Ein ähnlicher Klammerapparat scheint, wie den Abbildungen Collins (1961) und Engels (1943) zu entnehmen ist, auch *Empis (Anacrostichus) lucida* Zetterstedt (s. Collin, Fig. 178) und *E. (A.) bistortae* Meigen (s. Engel, Tafel 23, Fig. 190) zuzukommen, allerdings mit dem Unterschied, daß bei diesen das vordere Widerlager vom 5. Sternit gebildet wird. Die Gemeinsamkeit in der Ausbildung eines Klammerapparats ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine Synapomorphie im Sinne Hennigs (1966) und Hinweis auf nähere Verwandtschaft der drei Arten, wie sie auf Grund anderer Merkmale auch von Engel und Collin angenommen wird: Engel reiht die drei Arten, zusammen mit einigen weiteren, in die gleiche Untergattung, *Anacrostichus* Bezzi, ein; Collin stellt *E. borealis* zwar in ein eigenes Subgenus, *Platyptera* Meigen, das aber nach seinen Worten mit *Anacrostichus* näher verwandt („allied") ist.

Bei der Umklammerung des weiblichen Abdomens dürften die medialen und lateralen dorsalen Längsmuskeln des 5. und des 6. Segments die Hauptrolle spielen (Abb. 13): die lateralen (19 und 17) inserieren an der jeweils nachfolgenden Intersegmentalmembran knapp oberhalb der Pleuren und bewirken die Einkrümmung des Abdomens und den festen Zugriff; die medialen (18 und 16) inserieren an der folgenden Intersegmentalhaut in Nähe der Medianebene, strecken das Abdomen, vielleicht unterstützt durch den Druck der Haemolymphe, und bewirken dadurch ein Lockern des Zugriffs.

Der ventrale Längsmuskel des 5. Segments (20) ist schwach entwickelt. Im 6. konnte ein entsprechender Muskel nicht festgestellt werden; vielleicht ist er im Zusammenhang mit der schwachen Ausbildung des 6. Sternits reduziert. Die Muskulatur des 7. Segments scheint im Verein mit der des 8. die Ausrichtung des Hypopygs bei der Paarung oder seine Zurückführung in die Ruhelage nach beendeter Kopulation zu besorgen und besteht aus dem medialen dorsalen (13), dem lateralen dorsalen (14) und dem ventralen Längsmuskel (15).

D. Zur Paarungsstellung

Abb. 17—18

Das Paarungsverhalten von *Empis borealis* wurde von Howlett (1907) und Tuomikoski (1939) anschaulich beschrieben. Ergänzende Mitteilungen über die Form des Schwärmflugs finden sich bei Gruhl (1924), der auch eine einfache Skizze von einem Paar in Copula gibt. Auf Grund eigener Beobachtungen können vor allem die Angaben der beiden erstgenann-

ten Autoren bestätigt werden. Richtigzustellen ist lediglich, daß das Männchen seine Mittelbeine nicht, wie angegeben, zum Festhalten des Weibchens benutzt, zumindest nicht immer. An Paaren, die an einem Zweig oder Grashalm hingen, konnte mehrfach einwandfrei festgestellt werden, daß die Mittelbeine des Männchens an keiner Stelle Kontakt mit dem Weibchen hatten. In einem Fall wurde beobachtet, daß das linke sich am Zweig anklammerte, die Vorderbeine in dieser Funktion unterstützend. Je nach der Lage des Substrats kann das Männchen zu diesem verschiedene Stellungen einnehmen und dadurch eventuell eine stabilere Verankerung erzielen als



Abb. 17: *Empis borealis*, Paar in Copula an Fichtennadeln hängend (nach einem Freilandfoto). Oben das Männchen, darunter das Weibchen, von diesem gehalten das Beutetier (eine Chironomide). Die geschlechtliche Vereinigung ist noch nicht vollständig, die Hypandriumfortsätze befinden sich noch außerhalb der Vulva (Phase der rhythmischen Bewegungen des Hypandriums). Das Männchen schlägt intermittierend mit den Flügeln. Das rechts frei herabhängende Bein ist das rechte Hinterbein des Weibchens.

durch bloßes Anhängen mit den Vorderbeinen. So ist bei vertikaler Stellung des Zweigs bzw. Halms häufig ein Abstützen mit dem Kopf zu beobachten, bei schräg aufgerichteten Zweigen ein Anliegen mit den Rumpfseiten.

Zum Festhalten des Partners benutzt das Männchen (Abb. 17—18)

a) die Cerci, die die Basis des 8. Segments des Weibchens umfassen,
b) den von den Abdominalsegmenten 5—7 gebildeten praegenitalen Klammerapparat, der den weiblichen Hinterleib im Bereich von dessen 6. und 7. Segment umschließt,
c) die Hinterfemora, zwischen denen es das Abdomen des Weibchens in der Region der Segmente 3 und 4 einklemmt.
d) Zusätzlich können die Hintertarsen sich am Beutetier oder auch an den Hinterbeinen des Weibchens verankern.

Die Gonopoden mit ihren Fortsätzen dienen offensichtlich nicht zum Umklammern des weiblichen Genitalkomplexes, allenfalls als Auflagefläche für das 8. Segment. Ob sie während der ersten Phase der Kopulation, beim Ergreifen des Weibchens, eine Klammerfunktion ausüben, muß allerdings offen bleiben.

Das weibliche Abdomen (Abb. 3) ist bei der Kopulation (Abb. 17—18) dorsad aufgebogen bis einschließlich des 5. Segments, dessen Hinterrand sich links vom männlichen Abdomen befindet. Im Bereich der folgenden Intersegmentalhaut ist es scharf nach rechts abgeknickt und tritt mit dem 6. und 7. Hinterleibsring ventral vom Abdomen des Männchens, vom praegenitalen Klammerapparat umschlossen, auf dessen rechte Seite über. Im Bereich der in Längsrichtung stark gedehnten und das Aussehen eines prall gefüllten Schlauchs annehmenden Intersegmentalregion zwischen dem 7. und dem 8. Ring erfolgt eine weitere Knickung, so daß das 8. Segment posterodorsal vom Hypopygium zu liegen kommt.

In Anpassung an die asymmetrische Lage des weiblichen Abdomens wird das männliche im Bereich der Intersegmentalhaut des 7. und des 8. Seg-

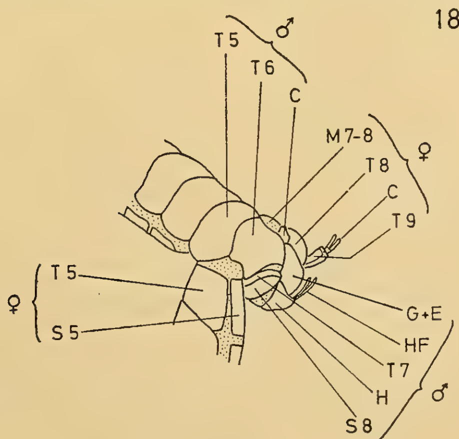


Abb. 18: Ausschnitt aus Abb. 17, zur Erläuterung der Lagebeziehungen.

ments und in geringerem Maße vermutlich auch zwischen dem 8. und dem 9. Segment nach rechts abgebogen und verdreht. Eine leichte Seitwärtsbiegung nach links erfaßt den Bereich des praegenitalen Klammerapparats. Männchen, die sich nicht in Copula befinden, tragen das Postabdomen in symmetrischer Lage. Bei Mazerationspräparaten ist aber, wie aus Abb. 2 ersichtlich, eine gewisse Tendenz zur Abbiegung und Verdrehung in gleichem Sinn wie bei der Copula festzustellen.

Das Zustandekommen der geschilderten Paarungsstellung kann man sich am leichtesten erklären, indem man annimmt, daß das Männchen zunächst von unten kommend mit dem Hypopygium das weibliche Genitalsegment ergreift, dann links am Weibchen vorbei auf dessen Dorsalseite überwechselt und dabei dessen 6. und 7. Segment mit dem praegenitalen Klammerapparat erfaßt. Direkte Beobachtungen hierüber liegen wegen des raschen Ablaufs dieser Phase nicht vor; sicher beobachtet werden konnte lediglich die auch in der Literatur erwähnte Tatsache, daß das Männchen mit seiner Hochzeitsgabe von unten an das schwärmende Weibchen heranfliegt.

Bei Paaren, die sich soeben an einem Zweig niedergelassen haben, ist regelmäßig zu beobachten, wie das Hypandrium sich gegenüber den Gonopoden rhythmisch auf- und abbewegt. Bei jeder Hebung stoßen die Enden der Hypandriumfortsätze an das weibliche Abdomen (Intersegmentalregion der Segmente 8 und 9) oder gleiten links und rechts an diesem vorbei. Nach kürzerer oder längerer Zeit hören diese Bewegungen auf. Bei der letzten Hebung, auf die keine Abwärtsbewegung mehr folgt, werden die Spitzen der Hypandriumfortsätze in die Vulva eingeführt, die sich wie bei anderen Dipteren am Hinterrand des weiblichen 8. Sternits befindet. Ein Paar am Grunde sklerotisierter Einsenkungen am Dach der Vagina kennzeichnet vermutlich die Stellen des Kontakts (Schlüssel-Schloß-Mechanismus). Die Hypandriumfortsätze sind eine Sonderbildung, die verwandten Arten in dieser Form zu fehlen scheint (Collin 1961 gibt sie als Artmerkmal an). Analoge Organe, die ebenfalls in die Vagina eingeführt werden (Reichardt 1929, „Parameren"), finden sich bei Asiliden an den Gonopoden (s. auch Karl 1959, „Diststyli").

Soweit sich beobachten ließ, scheint der Aedeagus sich an den rhythmischen Bewegungen des Hypandriums zu beteiligen. Ob und ggf. zu welchem Zeitpunkt außerdem davon unabhängige Erektionsbewegungen stattfinden, entzieht sich der Möglichkeit direkter Beobachtung. Form und Größenverhältnisse der Genitalien beider Geschlechter lassen darauf schließen, daß der Aedeagus mit seiner mittleren Zinke in den Ductus receptaculi eintritt und die seitlichen Zinken außerhalb des weiblichen Abdomens bleiben.

Das Abdomen des Weibchens ist während der Phase der Hypandriumbewegungen hinter dem 8. Segment dorsad aufgebogen (Abb. 17—18). Es vollführt synchrone, offensichtlich durch die Aktion der männlichen Organe ausgelöste Bewegungen, indem es sich bei jeder Hebung des Hypandriums hinter dem 9. Segment teleskopartig verlängert. Nach Herstellung der vollen Geschlechtsverbindung steht das 9. Segment mit den Cerci in gerader Verlängerung des achten.

Unter den wenigen mir vorliegenden Angaben der Literatur über die Lage der männlichen zur weiblichen Genitalregion scheint eine Abbildung, die Reichardt (1929, Abb. 35) von der Copula der Asilide *Antiphrisson trifarius* gibt, den bei *Empis borealis* festgestellten Lagebeziehungen am nächsten zu kommen. Allerdings wird die Basis des weiblichen 8. Segments bei *Antiphrisson* von den Epandriumhälften und nicht von den Cerci umfaßt. Die weibliche Genitalregion liegt bei den von Reichardt beobachteten Asiliden caudal vom Hypopygium. Die mehr dorsale Lage bei *Empis borealis* steht im Zusammenhang mit der Aufbiegung des Aedeagus. Eine ähnliche Aufbiegung ist in den Gattungen *Empis* und *Rhamphomyia* und auch sonst in der Familie der Empididen weit verbreitet. Lagebeziehungen, wie sie bei *Empis borealis* beobachtet wurden, dürften demnach ebenfalls weiter verbreitet sein. Demgegenüber scheint die Ausbildung eines Klammerapparats in der praegenitalen Region des männlichen Abdomens und seine Benutzung zum Festhalten des Weibchens eine Erwerbung jüngeren Datums zu sein, die auf wenige untereinander nahe verwandte Arten beschränkt ist.

V. WIEDEMANNIA OUEDORUM VAILLANT

A. Skelett des Hypopygiums

Außenansicht lateral: Abb. 19—20
Außenansicht ventral bzw. (Hypandrium) posterodorsal: Abb. 21
Außenansicht posterodorsal: Abb. 22
Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 23—24

Die Homologisierung der Teile basiert auf der Untersuchung der Muskulatur und dem Vergleich mit *Empis borealis*. Die beschreibenden Lagebezeichnungen sind auch hier im morphologischen Sinn zu verstehen und entsprechen der topographischen Lage, wenn man sich das Hypopygium mit Ausnahme des Hypandriums (H) so umgeklappt vorstellt, daß die beiden Glieder der Gonopoden (GCx und GSt) in der Horizontalen liegen.

Bei oberflächlicher Betrachtung (Abb. 19—21) fallen, wie bei *Empis*, zunächst ein unpaares und zwei paarige Sklerite auf, die denen von *Empis* aber nur zum Teil homolog sind. Ein bereits am Skelett erkennbarer Unterschied gegenüber *Empis* besteht darin, daß das linke und das rechte Stück der Skleritpaare jeweils an ihrer Basis durch Brücken untereinander verbunden sind (s. u.); ein Unterschied, dem man jedoch nicht, wie Bährmann (1960), eine ausschlaggebende morphologische Bedeutung beimessen darf.

Das ventrale, unpaare Sklerit („ventral lamella" in der Terminologie Collins 1961) ist, wie bei *Empis*, das Hypandrium (H). Seine Dorsalfläche ist im cranialen Teil bis zur Medianen sklerotisiert (Abb. 21); dies ist deshalb möglich, weil der Ansatz des Aedeagus auf die Caudalspitze des Hypandriums beschränkt ist.

Mit dem Hypandrium durch ein wohlausgebildetes Gelenk (GG in Abb. 20) verbunden, schließen dorsal die — wie bei *Empis* mit dem Epandrium (E) ohne erkennbare Grenze verschmolzenen — Basalglieder der Gonopoden[4])

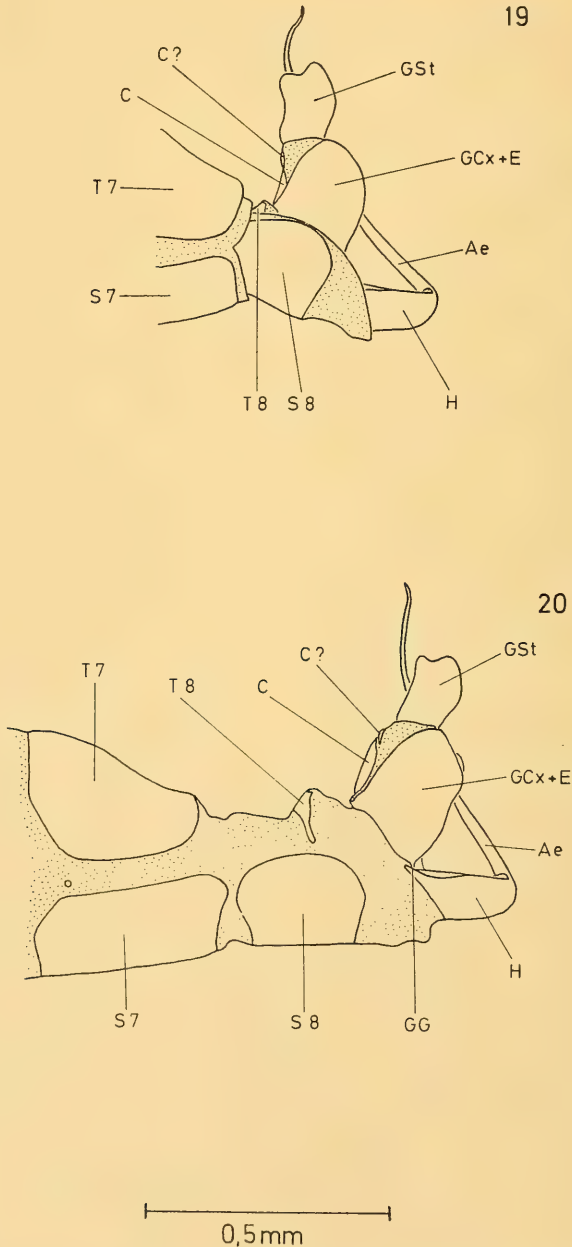


Abb. 19—20: *Wiedemannia ouedorum* ♂, Postabdomen in Lateralansicht. Segmente in Abb. 20 auseinandergezogen.

[4]) Snodgrass (1957, 1963) deutet die hier als Gonopoden bezeichneten Teile als Parameren und nennt das proximale Glied „basimere" oder „basiparamere", das distale „telomere" oder „teloparamere".

(GCx) an, die vermutlich den Gonocoxiten[4]) niederer Brachyceren gleichzusetzen sind. Zwischen dem linken und dem rechten ist anterodorsal eine durchgehende Skleritbrücke ausgebildet (Abb. 22), die dem Epandrium zugehören dürfte. Dieser Skleritkomplex (GCx + E) wird von Collin (1961) als „side-lamellae“, von Vaillant (1965) als „tergite IX“ bezeichnet; Bährmann (1960) faßt ihn als Epandrium (= 9. Tergit) auf. Die Sklerotisierung der Lateralseite des Gonocoxits umfaßt auch den größten Teil der Medialfläche, so daß nur ein schmaler membranöser Streifen bleibt, der cranial noch am breitesten ist (Abb. 21, 23). Auf der Ventralseite erhebt sich ein kräftiger dornförmiger Fortsatz (GF in Abb. 21 und 24; „posterior process to side-lamellae“ nach Collin, „lamelle interne“ nach Vaillant, „Surstylus“ nach Bährmann); auf Grund seiner Lage kann dieser vielleicht mit dem Gonopodenfortsatz von *Empis* (GF in Abb. 7 und 12) homologisiert werden.

Die am weitesten caudal gelegenen Sklerite („terminal processes to side-lamellae“ nach Collin, „lamelles externes“ nach Vaillant, „Cerci“ nach Bährmann) sind die Distalglieder (Gonostyli[4]), GSt) der bei *Wiedemannia* zweigliedrigen Gonopoden; an ihrer Basis sind sie durch eine breite Skleritbrücke miteinander verbunden (Abb. 21, vom Aedeagus teilweise verdeckt).

Ein Paar schwach sklerotisierter, von Bährmann (1960) offenbar übersehener Bezirke („upper or anal lamellae“ nach Collin, „lobes anaux“ nach Vaillant) in der großenteils membranösen Dorsalfläche des Hypo-

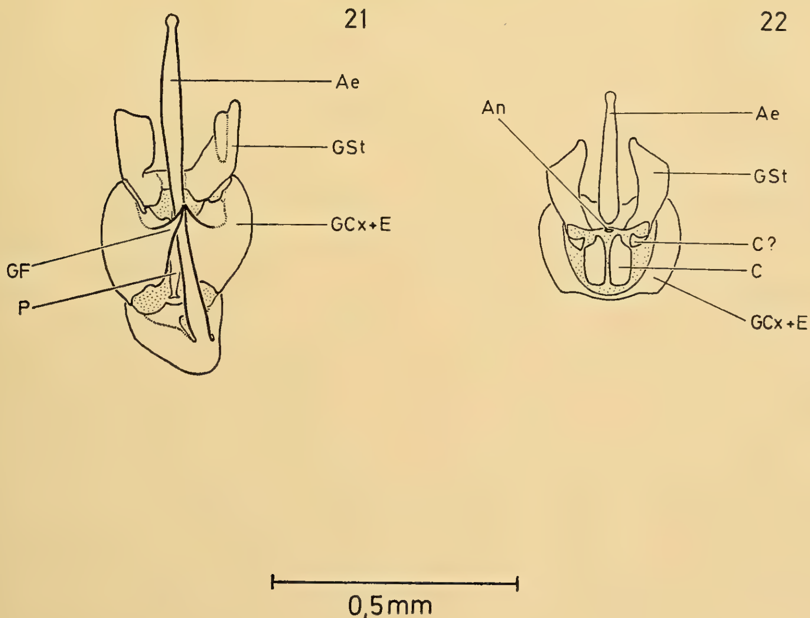


Abb. 21—22: *Wiedemannia ouedorum* ♂, Hypopygium.
Abb. 21: Schräge Ventral- bzw. (Hypandrium) Posterodorsalansicht.
Abb. 22: Posterodorsalansicht.

pygs ist den Cerci anderer Dipteren homolog (C, Abb. 22). Ein Paar ähnlicher, aber kleinerer Sklerite (C ?) ist vielleicht ebenfalls dem Bereich der Cerci zuzurechnen.

In der ventralen Mittellinie zwischen den Gonocoxiten befindet sich ein langgestrecktes unpaares Sklerit, das ventrale Proctigersklerit (P in Abb. 21 und 23), das, abweichend von *Empis,* keine Teilung in ein craniales

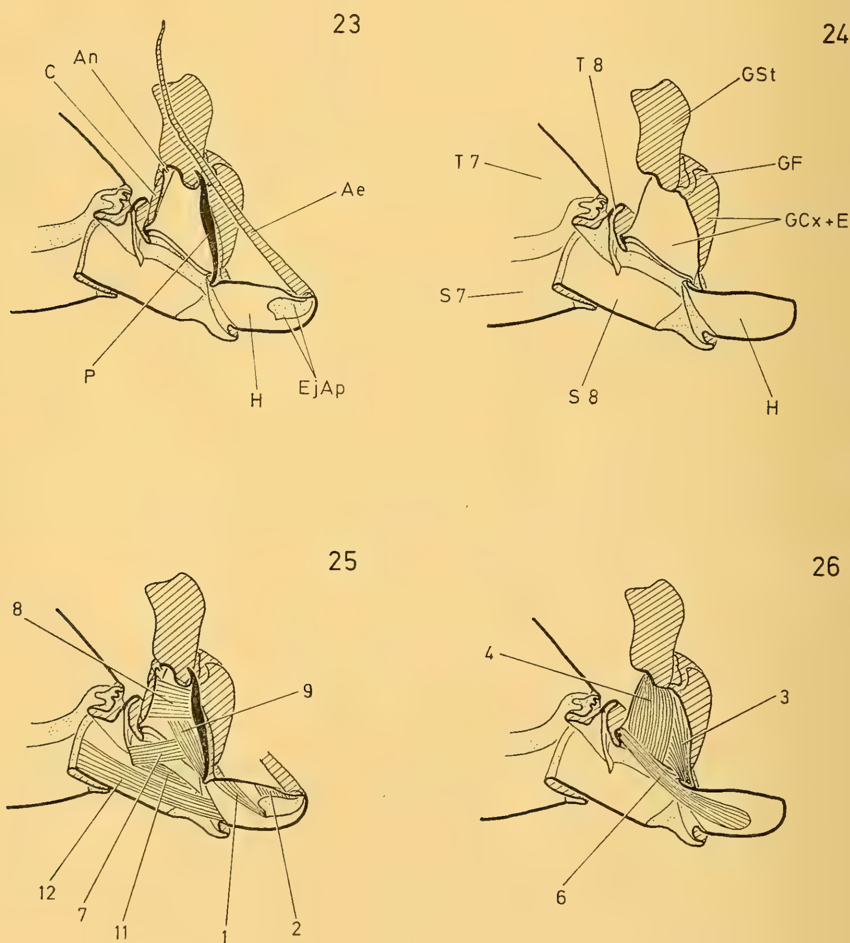


Abb. 23—26: *Wiedemannia ouedorum* ♂, rechter Teil des durchgeschnittenen Postabdomens in Medialansicht. Skelett und Muskulatur.

Abb. 23 und 25: Schnittführung in der Medianebene, mit Ausnahme des nicht durchgeschnittenen Aedeagus.

Abb. 24 und 26: Die medialen Teile des Hypopygs entfernt.

und ein caudales Stück erkennen läßt. Zwischen ihm und der sklerotisierten Dorsalfläche des Hypandriums ist die Cuticula membranös; hier läuft die Beugungslinie durch, in der das Hypandrium gegenüber dem Rest des Hypopygiums bewegt werden kann.

Der Aedeagus hat an seiner Basis, verglichen mit *Empis*, einen auffallend geringen Querschnitt und sitzt dem Caudalende des Hypandriums auf (Abb. 21 und 23). Gegenüber diesem kann er lediglich gebeugt und nicht ausgefahren werden. Die Wirkung einer Protrusion wird offenbar allein durch eine Dorsalschwenkung des Hypandriums in seiner Gelenkung mit den Gonopoden erzielt. Eine Rolle bei der Erektion spielt vielleicht auch die Gliederung des Aedeagus in zwei Abschnitte (s. Abb. 23), die anscheinend gegeneinander abgewinkelt werden können. (Collin 1961, S. 740 und 754, gibt eine ventrale Abknickung des distalen Abschnitts als Gattungsmerkmal von *Wiedemannia* zur Unterscheidung von *Clinocera* an: „penis . . . bent back upon itself at tip".)

Das Ejakulationsapodem (EjAp, Abb. 23) ist zum größten Teil blaß gefärbt und scheint nur in seiner ventralen Partie sklerotisiert zu sein. Ein Vorsprung der Ventralkante (die Insertionsstelle von Muskel 1, Abb. 25) hebt sich durch dunkle Färbung ab. Ins einzelne gehende Feststellungen über den Bau der Samenspritze liegen nicht vor.

Nach dem Bau des Hypopygs ist es wahrscheinlich, daß die Gonostyli zum Umklammern der Genitalregion des Weibchens benutzt werden. Leider fehlen Lebendbeobachtungen, die diese Annahme stützen oder widerlegen könnten.

B. Muskulatur des Hypopygiums

Abb. 25—26

Im Bereich des 8. Abdominalsegments und des Hypopygiums wurden in jeder Körperhälfte 10 Muskeln festgestellt. Ihre Homologie mit 10 der 12 Muskeln derselben Region von *Empis borealis* ist sehr wahrscheinlich. Sie sollen deshalb mit den gleichen Nummern gekennzeichnet werden wie ihre Homologa bei *Empis*. Bezüglich der Homologisierung mit den Muskeln anderer orthorrhapher Brachyceren sei auf den Abschnitt über die Muskulatur des Hypopygiums von *Empis* verwiesen.

1. Ursprung an der Dorsalwand des Hypandriums, Insertion an einem Vorsprung der Ventralkante des Ejakulationsapodems (Abb. 25).

2. Zieht von der Dorsalwand des Hypandriums zur Lateralfläche des Ejakulationsapodems (Abb. 25).

3. Ursprung an der Lateralwand des Gonocoxits, Insertion am Hypandrium entlang einer Linie, die von der Gelenkstelle GG (s. Abb. 20) posteromediad zieht (Abb. 26). Der Muskel bewirkt, nach seiner Lage zu urteilen, offenbar ähnlich wie bei *Empis* die Hebung des Hypandriums, die bei *Wiedemannia* infolge der starren Verbindung eine Protrusion des Aedeagus zur Folge haben muß.

4. Ein Gonopodenmuskel, der am Anterolateralrand (Proximalrand) des Basalglieds entspringt und in das Distalglied hineinzieht (Abb. 26). Daraus ergibt sich die Homologisierung der beteiligten Sklerite mit Gonocoxit und Gonostylus und des Muskels mit dem Adduktor oder dem Abduktor des Gonostylus niederer Brachyceren. Geht man von der Annahme aus, daß die Gonostyli bei der Kopulation die Genitalregion des Weibchens umklammern, so ist anzunehmen, daß der Muskel als Adduktor wirkt. Dies ist auch nach dem anatomischen Befund wahrscheinlich. Als Antagonist wirkt vermutlich kein Muskel, sondern die elastische Spannung der Skleritbrücke zwischen den Gonostyli.

5. Konnte bei *Wiedemannia* nicht aufgefunden werden und fehlt oder ist zumindest reduziert. Vielleicht hängt dies mit der schwachen Ausbildung der Membran der medialen Partie des Gonocoxits zusammen.

6. Zieht von der Lateralwand des Hypandriums zu der Skleritbrücke, die die beiden Gonocoxite anterodorsal miteinander verbindet (Abb. 26). Die obere Ansatzfläche ist auf Grund ihrer Lage nahe der dorsalen Mittellinie und der im Abschnitt über *Empis* angestellten Überlegungen offenbar dem Epandrium zuzurechnen. Dieser Muskel ist wahrscheinlich, wie bei *Empis*, der Antagonist zu Muskel 3.

7. Zieht von der Antecosta des 8. Tergits zur Membran der Medialpartie des Gonocoxits (Abb. 25).

8. Verbindet den Cercus mit der caudalen Partie des ventralen Proctigersklerits (Abb. 25).

9. Zieht vom Cercus, lateral von Muskel 8, zum ventralen Proctigersklerit und setzt an diesem vor dessen cranialem Ende an (Abb. 25).

10. Konnte bei *Wiedemannia* nicht aufgefunden werden. Ob der Muskel fehlt, muß angesichts der Schwierigkeit der Muskelpräparation in unmittelbarer Nähe der eingefalteten Intersegmentalmembran offen bleiben.

11. Zieht vom 8. Tergit, lateral von Muskel 7, zum 8. Sternit und setzt vor dessen Caudalrand an (Abb. 25).

12. Zieht vom Vorderrand des 8. Sternits zum Vorderrand des Hypandriums (Abb. 25).

VI. SCHLUSSBETRACHTUNGEN

Ein wesentliches Ergebnis der vorliegenden Arbeit dürfte die Feststellung sein, daß bei den beiden untersuchten Empididen die Gonopoden bzw. deren Basalglieder mit dem Epandrium verschmolzen sind. Die Angaben Bährmanns (1960) — dessen Deutungen auf Grund der neuen Ergebnisse revidiert werden müssen — scheinen darauf hinzuweisen, daß die Verschmelzung der genannten Teile eine Eigenschaft aller Empididen und damit Bestandteil des Grundplans der Familie ist. Bährmann erkannte die Tatsache der Verschmelzung nicht. Er deutete den Skleritkomplex bei einem Teil der Empididen (z. B. *Empis, Rhamphomyia)* als Gonopoden, bei anderen (z. B. *Wiedemannia, Clinocera)* als Epandrium.

Wichtig scheint mir auch die Erkenntnis zu sein, daß die Gonopoden bei *Wiedemannia* und somit auch im Grundplan der Familie zweigliedrig sind. Daß Bährmann (1960) bei keiner Empidide einen Gonostylus gefunden zu haben glaubt, erklärt sich aus seiner Verkennung der Gonopoden: bei *Clinocera* und *Wiedemannia* deutet er das Gonocoxit als Teil des Epandriums, den Gonostylus als Cercus.

Während Bährmann die Cerci bei *Empis* und *Rhamphomyia* verkannte, bei *Clinocera* und *Wiedemannia* übersah, hat er sie in anderen Fällen (z. B. Ocydromiinae, Tachydromiinae) vermutlich richtig gedeutet. Ein definitives Urteil läßt sich hierüber jedoch ohne eine genauere Kenntnis der Hypopygien der betreffenden Vertreter nicht abgeben.

Aus diesen knappen Bemerkungen ist bereits ersichtlich, daß eine generelle Revision der Angaben Bährmanns (1960) wünschenswert, beim gegenwärtigen Stand des Wissens aber verfrüht wäre. Will man ein zuverlässiges Bild vom Grundplan und den Abwandlungen des Empididen-Hypopygiums entwerfen, so setzt dies eine sorgfältige Nachuntersuchung möglichst vieler Gattungen unter Einbeziehung der Muskulatur voraus.

Abschließend sei ein Vergleich zwischen *Empis* und *Wiedemannia* hinsichtlich der Plesiomorphie oder Apomorphie ihrer Merkmale gezogen. Welche der beiden Empididen im Bau des Hypopygiums dem Grundplan der Familie näher kommt, läßt sich nicht pauschal beantworten; das Urteil hängt davon ab, welches Merkmal man zugrundelegt.

Äußere Ähnlichkeit mit Asiliden scheint auf den ersten Blick für die Primitivität des Hypopygs von *Empis* zu sprechen. Dieser Eindruck täuscht; das ergibt sich schon daraus, daß die „obere Haltezange" der Asilinae (Reichardt 1929) und diejenige von *Empis* untereinander nicht homolog sind: im einen Fall wird sie vom Epandrium (s. auch Karl 1959), im anderen von den Cerci gebildet. Beide Fälle sind apomorph, verglichen mit niederen Brachyceren, bei denen nur die Gonopoden zu Haltezangen ausgebildet sind (z. B. *Tabanus,* nach Bonhag 1951). Wenn die Annahme zutrifft, daß bei *Wiedemannia* die Gonostyli als Klammerorgane dienen, so verhält sich *Wiedemannia* in dieser Hinsicht primitiver als *Empis*.

Ein offensichtlich primitives Merkmal von *Wiedemannia* ist die Zweigliedrigkeit der Gonopoden; die ungegliederten Gonopoden von *Empis* sind dem gegenüber apomorph.

Indem *Empis* im Bereich der Gonopoden ein Muskelpaar mehr besitzt als *Wiedemannia* (Muskel 5), scheint sie hinsichtlich dieses Merkmals dem Grundplan näher zu stehen, wenngleich man sich davor hüten muß, die größte Zahl von Muskeln a priori mit dem primitivsten Zustand gleichzusetzen.

Die Form des Hypandriums von *Wiedemannia,* die Art seiner Gelenkung mit den Gonopoden und die Artikulationsweise des Aedeagus sowie dessen Zweigliedrigkeit sind offenbar apomorphe Merkmale.

Das Vorhandensein eines ungeteilten ventralen Proctigersklerits bei *Wiedemannia* scheint dem primitiven Zustand (wie bei *Tabanus* und *Rhagio*) eher zu entsprechen als die Teilung in zwei gegeneinander bewegliche Abschnitte, wie sie für *Empis* beschrieben wurde. Allerdings muß der Vorbehalt gemacht werden, daß die offensichtlich bestehenden Beziehungen zwischen der Ausbildung dieses Skleritbezirks und dem Erektionsmechanismus des Aedeagus die Sicherheit der Beurteilung eines Zustands als „primitiv" einschränken.

VII. ZUSAMMENFASSUNG

Skelett und Muskulatur der Hypopygien von *Empis borealis* L. und *Wiedemannia ouedorum* Vaillant (Diptera, Empididae) werden beschrieben, ergänzt durch Beobachtungen über die Paarungsstellung von *Empis borealis.*

Die Homologie der Muskeln beider Arten wird durch einheitliche Numerierung zum Ausdruck gebracht. Unter Verwertung der Angaben der Literatur wird die Homologisierung mit den Hypopygienmuskeln anderer orthorrhapher Brachyceren versucht.

Die Berücksichtigung der Muskulatur führt im Fall der untersuchten Empididen zu einer Deutung der Skeletteile, die von den Auffassungen Bährmanns (1960) abweicht.

VIII. LITERATUR

Bährmann, R., 1960: Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen (Diptera). Beitr. Ent. (Berlin) 10: 485—540.

— — 1966: Das Hypopygium von *Dolichopus* Latreille unter besonderer Berücksichtigung der Muskulatur und der Torsion. Beitr. Ent. (Berlin) 16: 61—72.

Becker, Th., 1917—1918: Dipterologische Studien: Dolichopodidae, A: Paläarktische Region. N. Acta Acad. leop. (Halle) 102: 113—361, 103: 203—315, 104: 35—214.

Bonhag, P. F., 1951: The skeleto-muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). Trans. amer. ent. Soc. 77: 131—202.

Buchmann, W., 1961: Die Genitalanhänge mitteleuropäischer Dolichopodiden. Zoologica (Stuttgart) 39, Lfg. 5, Heft 110: 51 S., 13 Tafeln.

Collin, J. E., 1961: British flies, VI: Empididae. viii + 782 S. Cambridge.

Engel, E. O., 1938—1954: Empididae. In: Lindner, E. (Hrsg.), Die Fliegen der paläarktischen Region, Band IV 4: 1—400, Taf. 1—34. (Fortgesetzt von R. Frey.) Stuttgart.

Gruhl, K., 1924: Paarungsgewohnheiten der Dipteren. Z. wiss. Zool. 122: 205—280.

Hennig, W., 1936: Der männliche Kopulationsapparat der Dipteren III, Psychodidae und Asilidae. Zool. Anz. 114: 177—186.

— — 1966: Phylogenetic systematics. (Übersetzt von D. D. Davis und R. Zangerl.) 7 + 263 S. Urbana, Chicago, London.

Howlett, M., 1907: Note on the coupling of *Empis borealis*. Ent. monthly Mag. 43: 229—232.

Karl, E., 1959: Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Asiliden (Diptera). Beitr. Ent. (Berlin) 9: 619—680.

Reichardt, H., 1929: Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. Z. wiss. Zool. 135: 257—301.

Snodgrass, R. E., 1957: A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smithson. misc. Coll. 135, No. 6, Publ. 4309: iii + 60 S.

— — 1963: A contribution toward an encyclopedia of insect anatomy. Smithson. misc. Coll. 146, No. 2, Publ. 4544: v + 48 S.

Tréhen, P., 1961: Contribution à l'étude morphologique des segments génitaux du mâle d'*Hilara maura* Fab. (Diptères Empidides). Bull. Soc. sci. Bretagne 35: 285—295.

— — 1963: Contribution à l'étude de l'anatomie de l'hypopygium dans la famille des Empidinae (Diptères-Empidides). Bull. Soc. zool. France 87: 498—508.

Tuomikoski, R., 1939: Beobachtungen über das Schwärmen und die Kopulation einiger Empididen (Dipt.). Ann. ent. fenn. 5: 1—30.

Vaillant, F., 1965: Révision des Empididae Hemerodromiinae de France, d'Espagne et d'Afrique du Nord (Dipt.). Ann. Soc. ent. France 133: 143—171.

van Emden, F., & Hennig, W., 1956: Diptera. In: Tuxen, S. L. (Hrsg.), Taxonomist's glossary of genitalia in insects: 111—122. Copenhagen. (2., revidierte Auflage: Copenhagen 1970, Diptera auf S. 130—141.)

Anschrift des Verfassers:
Dr. Hans Ulrich,
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig,
53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164.